

УДК 575.13:575.17:582.632.2:630\*165.3

## ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ НА ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКУЮ СТРУКТУРУ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО (*QUERCUS ROBUR* L.) В БЕЛАРУСИ

В. Е. ПАДУТОВ<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup>Институт леса Национальной академии наук Беларуси,  
ул. Пролетарская, 71, 246001, г. Гомель, Беларусь

Дуб черешчатый (*Quercus robur* L.) является одним из основных лесообразующих видов Республики Беларусь. Анализ микросателлитных локусов хлоропластной ДНК выявил 18 аллельных вариантов, образующих 17 различных сочетаний (гаплотипов). Двенадцать из них являются редкими (общая доля встречаемости составляет 15 %), а пять – широко распространенными (доля встречаемости варьирует от 7 до 48 %): гаплотип № 1 (μdt1<sup>89</sup>, μdt3<sup>123</sup>, μdt4<sup>142</sup>, μcd4<sup>94</sup>, μcd5<sup>74</sup>, μkk4<sup>109</sup>), гаплотип № 2 (μdt1<sup>90</sup>, μdt3<sup>120</sup>, μdt4<sup>141</sup>, μcd4<sup>95</sup>, μcd5<sup>74</sup>, μkk4<sup>109</sup>), гаплотип № 3 (μdt1<sup>89</sup>, μdt3<sup>120</sup>, μdt4<sup>141</sup>, μcd4<sup>94</sup>, μcd5<sup>75</sup>, μkk4<sup>109</sup>), гаплотип № 7 (μdt1<sup>89</sup>, μdt3<sup>122</sup>, μdt4<sup>142</sup>, μcd4<sup>94</sup>, μcd5<sup>74</sup>, μkk4<sup>109</sup>) и гаплотип № 8 (μdt1<sup>89</sup>, μdt3<sup>121</sup>, μdt4<sup>142</sup>, μcd4<sup>94</sup>, μcd5<sup>74</sup>, μkk4<sup>109</sup>). Установлено, что географическое распространение доминирующих гаплотипов с запада на восток (по градиенту усиления континентальности климата) имеет следующий порядок: № 8 – № 7 – № 3 – № 1 – № 2. Выявлено, что гаплотип № 3 преимущественно встречается в дубравах, произрастающих на возвышенностях, гаплотип № 8 – в понижениях, гаплотипы № 1, № 2 и № 7 – на средних элементах рельефа. Только для гаплотипа № 2 фактически наблюдаемые и теоретически ожидаемые частоты встречаемости в различных типах дубрав близки между собой. Для гаплотипов № 1 и № 8 установлены разнонаправленные тенденции: в тех типах леса, где для гаплотипа № 1 выявлено увеличение фактической частоты встречаемости по сравнению с ожидаемой, для гаплотипа № 8 наблюдается снижение, а где для гаплотипа № 1 – снижение, то для гаплотипа № 8 – увеличение. Второй парой, для которых также выявлены разнонаправленные тенденции, являются гаплотипы № 3 и № 7.

**Ключевые слова:** дуб черешчатый; *Quercus robur* L.; микросателлитный анализ; хлоропластная ДНК; гаплотип; популяционно-генетическая структура; факторы окружающей среды.

## THE INFLUENCE OF ENVIRONMENTAL FACTORS ON THE POPULATION GENETIC STRUCTURE OF THE PEDUNCULATE OAK (*QUERCUS ROBUR* L.) IN BELARUS

V. E. PADUTOV<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Forest Institute, National Academy of Sciences of Belarus,  
71 Praletarskaja Street, Gomel 246001, Belarus

Pedunculate oak (*Quercus robur* L.) is one of the main forest forming species in the Republic of Belarus. 18 allelic variants were identified by means of microsatellite loci analysis, which are grouped into 17 different combinations (haplotypes). Twelve of them are rare (the total frequency of occurrence is 15 %) and five are widespread (the proportion of occurrence

### Образец цитирования:

Падутов ВЕ. Влияние факторов окружающей среды на популяционно-генетическую структуру дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в Беларуси. Журнал Белорусского государственного университета. Экология. 2021;3:18–26.  
<https://doi.org/10.46646/2521-683X/2021-3-18-26>

### For citation:

Padutov VE. The influence of environmental factors on the population genetic structure of the pedunculate oak (*Quercus robur* L.) in Belarus. Journal of the Belarusian State University. Ecology. 2021;3:18–26. Russian.  
<https://doi.org/10.46646/2521-683X/2021-3-18-26>

### Автор:

Владимир Евгеньевич Падутов – доктор биологических наук; член-корреспондент Национальной академии наук Беларуси; заведующий научно-исследовательским отделом генетики, селекции и биотехнологии.

### Author:

Vladimir E. Padutov, doctor of science (biology); corresponding member of the National Academy of Sciences of Belarus; head of the research department of genetics, breeding and biotechnology.  
[forestgen@mail.ru](mailto:forestgen@mail.ru)

varies from 7 to 48 %). The last of the named groups includes haplotypes No. 1 ( $\mu$ dt189,  $\mu$ dt3123,  $\mu$ dt4142,  $\mu$ cd494,  $\mu$ cd574,  $\mu$ kk4109), No. 2 ( $\mu$ dt190,  $\mu$ dt3120,  $\mu$ dt4141,  $\mu$ cd495,  $\mu$ cd574,  $\mu$ kk4109), No. 3 ( $\mu$ dt189,  $\mu$ dt3120,  $\mu$ dt4141,  $\mu$ cd494,  $\mu$ cd575,  $\mu$ kk4109), No. 8 ( $\mu$ dt189,  $\mu$ dt3121,  $\mu$ dt4142,  $\mu$ cd494,  $\mu$ cd574,  $\mu$ kk4109). It was found that the geographical distribution of the dominant haplotypes from west to east (along the gradient of climate continentality increasing) has the following order No. 8 – No. 7 – No. 3 – No. 1 – No. 2. It was revealed that haplotype No. 3 is predominantly found in oak forests growing on hills. Haplotype No. 8 prones to form forest stands in depressions, while haplotypes No. 1, No. 2 and No. 7 mainly occupied middle relief elements. The actually observed and theoretically expected frequencies of occurrence in different types of oak forests are close to each other only in the case of haplotype No. 2. For haplotypes No. 1 and No. 8 opposite tendencies of distribution were revealed. In those forest types where for haplotype No. 1 there was an increase in the actual frequency of occurrence compared to the expected one, for haplotype No. 8 there was opposite situation. The reverse trend was also true for this pair of haplotypes. The second pair for which opposite tendencies of distribution were also revealed is haplotypes No. 3 and No. 7.

**Keywords:** pedunculate oak; *Quercus robur* L.; microsatellite analysis; chloroplast DNA; haplotype; population genetic structure; environmental factors.

## Введение

Несмотря на высокий адаптационный потенциал дуба черешчатого и благоприятные для произрастания высокопродуктивных дубрав почвенно-климатические условия многих регионов республики наблюдается постепенное уменьшение доли дубрав в лесном фонде Беларуси. По мнению ученых, в настоящее время площади дубовой формации страны почти в два раза меньше потенциально возможных [1; 2]. Поэтому актуальной является проблема поиска путей эффективного восстановления деградирующих и создания новых высокопродуктивных и устойчивых насаждений дуба черешчатого. Наряду с естественным возобновлением леса, вследствие влияния ряда факторов, в первую очередь из-за отсутствия достаточного количества благонадежного естественного возобновления и смены дубовых насаждений другими породами, в лесном хозяйстве широко практикуется создание лесных культур. Научная организация искусственного восстановления в Беларуси предусматривает лесотипологический подход, то есть создание в одном из типов или хозяйственной группе предпосылок для местопроизрастания. Лесосеменное сырье должно использоваться при аналогичных или близких к ним условиях, что особенно актуально для дуба черешчатого, характеризующегося большим внутривидовым разнообразием.

Одним из эффективных путей увеличения доли дубрав является использование популяционно-генетического подхода, позволяющего учитывать при проведении лесовосстановительных мероприятий генетическую структуру популяций, которая формируется в результате естественной истории вида и представлена наиболее приспособленными к определенным условиям произрастания генотипами [3]. Установление особенностей популяционно-генетической структуры вида необходимо также для организации на генетической и лесотипологической основе постоянной лесосеменной базы дуба черешчатого Беларуси, важными объектами которой являются лесосеменные плантации [4]. Однако их закладка производилась на основании отбора деревьев по их морфологическому описанию. В то же время морфологические признаки, как и другие фенотипические параметры, в значительной степени формируются под влиянием условий окружающей среды, в результате этого генетические характеристики лесных селекционно-семеноводческих объектов в Беларуси остаются неизвестными [5].

Масштабное исследование с использованием хлоропластной ДНК древостоев дуба черешчатого [6], произрастающих в странах Европы, показало их высокую разнородность по генетическому происхождению вследствие распространения из разных рефугиумов ледникового периода: Пиренейского, Апеннинского и Балканского. Однако является ли современная геногеографическая структура отражением миграционных особенностей или на нее оказали влияние другие факторы до сих пор остается неизвестным. Предположение польских исследователей [7] о том, что балканские гаплотипы на севере Польши остановлены конкурентоспособными апеннинскими гаплотипами является не конкретизированным, поскольку не понятен механизм конкуренции.

Генетическая структура популяций вида формируется в течение длительного биологического времени (многих поколений) под влиянием естественного отбора, который направлен на сохранение генотипов, наиболее приспособленных к определенным почвенно-климатическим условиям. В свою очередь, большое разнообразие лесорастительных условий, наблюдающееся в пределах ареалов древесных растений, обуславливает различия и специфику векторов естественного отбора в популяциях.

Цель исследования: изучить влияние природных факторов на распространение в Беларуси древостоев дуба черешчатого различного генетического происхождения (по данным хлоропластной ДНК – хпДНК).

## Материалы и методы исследования

Исследования выполнялись в средневозрастных, припевающих, спелых и перестойных дубовых древостоях естественного происхождения Брестской, Витебской, Гомельской, Гродненской, Минской

и Могилевской областей. Для проведения генетического анализа в 100 выделах, представляющих наиболее репрезентативные типы дубрав, были взяты выборки деревьев. Каждая популяционная выборка представлена 15–30 деревьями, расположенными на расстоянии не менее 50 м друг от друга. В качестве экспериментального материала использовались побеги или древесина (2325 образца).

Выделение ДНК проводили модифицированным СТАВ-методом [8]. Для анализа хпДНК использовался микросателлитный (SSRP) анализ по шести локусам [9] с применением следующих пар праймеров:

μdt1 (F: 5'-ATCTTACACTAAGCTCGGAA-3', R: 5'-TTCAATAACTTGTGATCC-3');  
μdt3 (F: 5'-TGTTAGTAATCCTTTTCGTT-3', R: 5'-AGGTATAAAGTCTAAGGTAA-3');  
μdt4 (F: 5'-GATAATATAAAGAGTCAAAT-3', R: 5'-CCGAAAGGTCCTATACCTCG-3');  
μcd4 (F: 5'-TTATTTGTTTTTGGTTTCACC-3', R: 5'-TTCCCATAGAGAGTCTGTAT-3');  
μcd5 (F: 5'-CCC-CCG-GATCTCTGTCA-3', R: 5'-TAATAAACGAGAATCACATAA-3');  
μkk4 (F: 5'-TTGTTTACCTATAATTGGAGC-3', R: 5'-TAGCGGATCGGTTCAAAACTT-3').

Полимеразная цепная реакция выполнена по следующей программе: длительная денатурация (3 мин, 94 °C); 30 циклов – денатурация (30 с, 94 °C), отжиг (25 с, 72 °C), элонгация (25 с, 72 °C); длительная элонгация (7 мин, 72 °C); охлаждение реакционной смеси (5 мин, 4 °C). Электрофоретическое фракционирование продуктов амплификации выполнялось на генетическом анализаторе ABI PRISM 310 в соответствии с прилагаемой производителем инструкцией.

### Результаты исследования и их обсуждение

Анализ хпДНК с использованием микросателлитных праймеров по шести локусам выявил у дуба черешчатого на территории Беларуси 18 аллельных вариантов, которые образуют 17 различных сочетаний аллелей (гаплотипов). Пять гаплотипов являются доминирующими, долевое участие которых в составе дубрав составляет от 7 до 48 % (табл. 1). Представленность остальных двенадцати, производных от основных гаплотипов и встречающихся на ограниченных территориях в пределах одного или нескольких районов, варьирует от 1 до 3 % (если рассматривать в целом для территории республики). Вероятно, их появление может быть объяснено мутациями, возникшими в проанализированных локусах хпДНК дуба черешчатого за время постледникового распространения и произрастания на территории Беларуси.

Таблица 1

Долевое участие (в %) гаплотипов дуба черешчатого на территории Беларуси

Table 1

Fractional participation (in %) of pedunculate oak haplotypes on the territory of Belarus

| Гаплотип | Область   |           |            |             |         |             | Беларусь |
|----------|-----------|-----------|------------|-------------|---------|-------------|----------|
|          | Брестская | Витебская | Гомельская | Гродненская | Минская | Могилевская |          |
| № 1      | 26        | 46        | 60         | 20          | 53      | 62          | 48       |
| № 2      | –         | –         | 14         | –           | 4       | 28          | 7        |
| № 3      | 22        | –         | 6          | 13          | 31      | 5           | 11       |
| № 7      | 22        | 13        | 4          | 27          | 8       | –           | 10       |
| № 8      | 17        | 33        | –          | 13          | –       | –           | 9        |
| Редкие   | 13 (2*)   | 8(2*)     | 16 (5*)    | 27 (4*)     | 4 (1*)  | 5 (1*)      | 15 (12*) |

\* Количество редких гаплотипов, выявленных на исследуемой территории.

Филогенетические деревья, построенные с помощью разных методов (метод ближайшего соседа и метод максимального правдоподобия), оказались сходными между собой и показывают наличие двух групп (ветвей) гаплотипов хпДНК дуба черешчатого. К первой из них относятся восемь вариантов, включая доминирующие гаплотипы № 7 и № 8 (соответственно генетические паспорта – μdt1<sup>89</sup>, μdt3<sup>122</sup>, μdt4<sup>142</sup>, μcd4<sup>94</sup>, μcd5<sup>74</sup>, μkk4<sup>109</sup> // μdt1<sup>89</sup>, μdt3<sup>121</sup>, μdt4<sup>142</sup>, μcd4<sup>94</sup>, μcd5<sup>74</sup>, μkk4<sup>109</sup>), ко второй – девять вариантов, в том числе доминирующие гаплотипы № 1, № 2 и № 3 (соответственно – μdt1<sup>89</sup>, μdt3<sup>123</sup>, μdt4<sup>142</sup>, μcd4<sup>94</sup>, μcd5<sup>74</sup>, μkk4<sup>109</sup> // μdt1<sup>90</sup>, μdt3<sup>120</sup>, μdt4<sup>141</sup>, μcd4<sup>95</sup>, μcd5<sup>74</sup>, μkk4<sup>109</sup> // μdt1<sup>89</sup>, μdt3<sup>120</sup>, μdt4<sup>141</sup>, μcd4<sup>94</sup>, μcd5<sup>75</sup>, μkk4<sup>109</sup>).

Встречаемость доминирующих гаплотипов дуба черешчатого отличается в разных географических регионах Беларуси. Так, гаплотип № 1, получивший название «Центрально-Белорусского», обнаружен на территории всех шести областей с постепенным увеличением удельной доли встречаемости с запада на восток. Гаплотип № 3 выявлен в центральной и южной частях страны, произрастая в местах распространения представителей карпатской флоры [10] на территории Беларуси, что дало основание назвать его «Карпатским». Гаплотип № 2 («Юго-Восточный») встречается преимущественно в двух областях,

локализуясь в юго-восточной части страны, а гаплотип № 7 («Западный») – распространен по западу Беларуси. Гаплотип № 8 («Северный») сконцентрирован в северной и западной частях Беларуси (свое название получил из-за первоначального обнаружения на севере республики).

Учитывая, что наследование хлоропластной ДНК происходит только от материнского дерева к потомкам, выявленные гаплотипы можно рассматривать для дальнейшего анализа в качестве маркеров отдельных генетических линий и установления наличия/отсутствия генетического родства между деревьями, а также популяциями в которых они произрастают. В связи с неоднозначным пониманием или невозможностью строгого разграничения границ обитания популяции, а также характером изоляции и фенотипической изменчивости, понятие «популяция» иерархично: от относительно небольших групп особей, которые часто обозначают специальным термином «микропопуляция», или «дем» – очень крупных популяционных систем [11]. Как отмечает Ю. П. Алтухов [12], именно многоликость популяций, задаваемая внутренне присущим им принципом иерархического построения, является важнейшей фундаментальной особенностью популяционного уровня. В настоящее время имеется достаточно много объяснений смысла термина «популяция», поскольку это понятие может рассматриваться с различных точек зрения. Если учитывать генетический аспект, то одним из наиболее полных определений можно рассматривать следующее: «популяция – совокупность особей одного вида, занимающих определенный ареал, свободно скрещивающихся друг с другом, имеющих общее происхождение, генетическую основу и, в той или иной степени, изолированных от других популяций данного вида» [11; 13]. Фактически из всех признаков, которые характеризуют популяцию, наличие/отсутствие генетического родства является единственным параметром, который можно оценить.

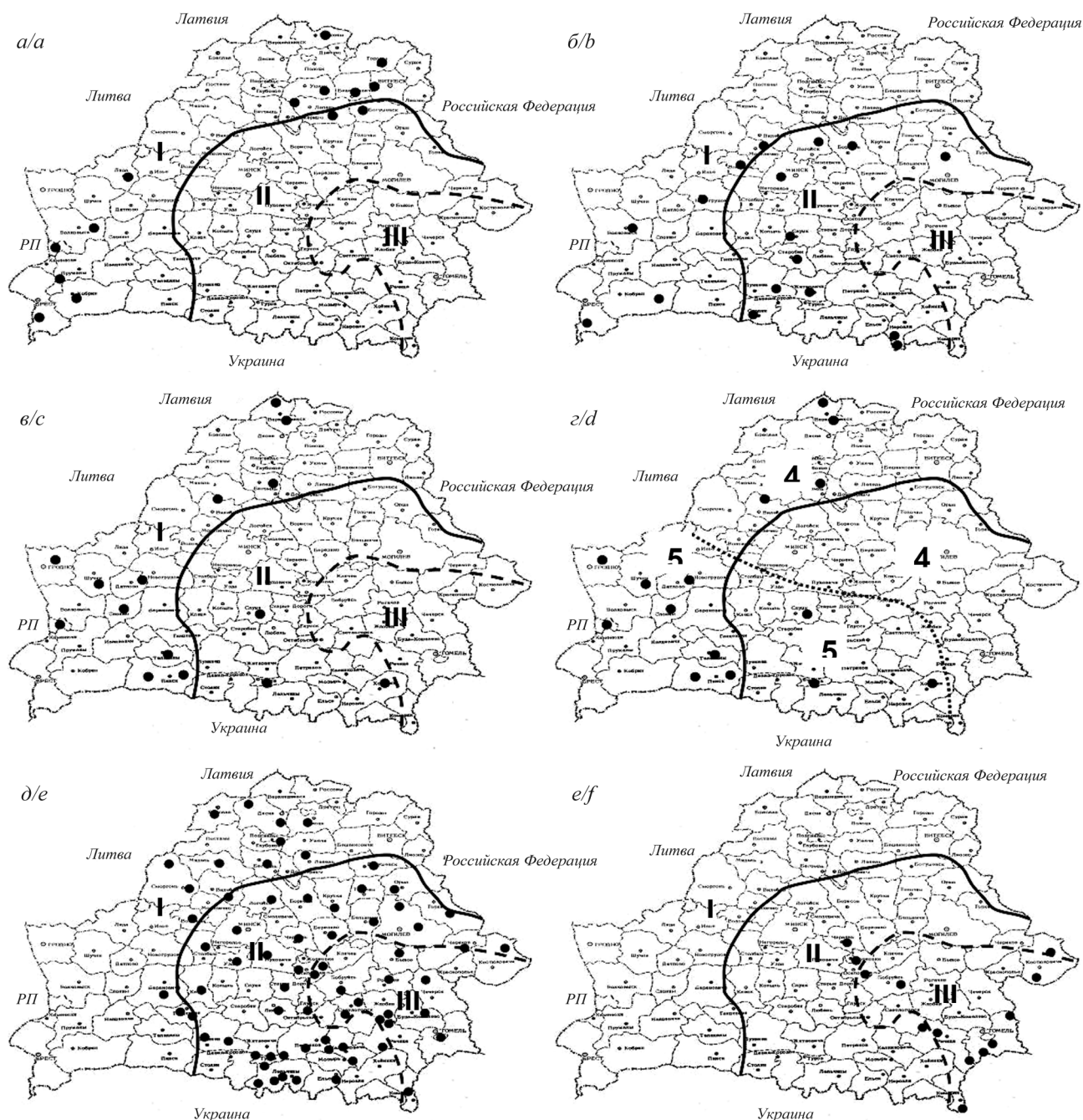
На территории Беларуси, если учитывать фактор генетического родства, нами выявлено 17 отдельных популяций, двенадцать из них встречаются только локально, а пять – достаточно широко. Учитывая большие регионы распространения и разнообразные условия произрастания, для обозначения этих пяти доминирующих в республике популяций более приемлемы термин «популяционная система» (разработан советскими учеными под руководством Ю. П. Алтухова [14]), или «метапопуляция», широко используемый за рубежом, опубликованные в сборнике «Жизнеспособность популяций: Природоохранные аспекты» [15]. Если является верным наше предположение о том, что генетически родственные популяции (с одинаковым гаплотипом хпДНК) образуют единую популяционную систему, то их представители, даже если они произрастают в разных регионах страны, должны проявлять общие для каждой из метапопуляций популяционные характеристики в зависимости от таких факторов условий произрастания, как зонально-климатические, геоморфологические, почвенно-гидрологические и др.

**Климатические особенности.** Несмотря на то, что в целом территория Беларуси характеризуется умеренно континентальным климатом, между регионами страны наблюдаются определенные различия. На основе показателя континентальности климата (продолжительность периода с температурами от 5 до 15 °С) Беларусь делится на ряд климатических зон с различной степенью его выраженности [16]. Используя изолинии в 110 дней (Пинск – Барановичи – Вилейка – Лепель – Горки) и 100 дней (Брагин – Василевичи – Глуск – Могилев – Славгород), пространственное распределение гаплотипов дуба черешчатого изучено по трем зонам от более умеренного (зона I) до более выраженного континентального (зона III) климата (рис. 1).

Установлены геногеографические особенности распространения популяций дуба черешчатого по климатическим зонам. Так, хорошо видно, что древостои, представленные «Северным» гаплотипом, произрастают в зоне I (рис. 1, а). «Западный» гаплотип также широко распространен в зоне I, но, кроме того, был выявлен в нескольких насаждениях в южной части зоны II (рис. 1, в), что может быть объяснено климатической зональностью, основанной на максимально низких значениях зимних температур. Для северной части зоны II (рис. 1, з) характерна более низкая температура (-34...-29 °С), по сравнению с южной частью (-29...-23 °С). «Карпатский» гаплотип встречается в зонах I и II, при этом чаще в зоне II (рис. 1, б). «Центрально-Белорусский» гаплотип полностью охватывает территорию зон II и III и частично, на северо-западе, присутствует в зоне I (рис. 1, д). «Юго-Восточный» гаплотип преимущественно локализуется в зоне III, характеризующейся наиболее выраженным континентальным климатом по отношению к двум другим зонам (рис. 1, е).

Следует отметить, что в Латвии наиболее распространены «Западный» (33 %) и «Северный» (12 %) гаплотипы, а «Центрально-Белорусский» встречается лишь у единичных индивидов (0,5 %) [17]. На территории Польши нами обнаружено присутствие «Западного» гаплотипа, а в Воронежской обл. Российской Федерации – «Юго-Восточного». Таким образом, можно говорить о том, что «Северный» и «Западный» гаплотипы, в основном, распространены в районах с более умеренным климатом, а «Центрально-Белорусский» и «Юго-Восточный» – с более континентальным. Следует отметить, что «Северный» и «Западный» гаплотипы формируют на филогенетическом дереве одну ветвь, а «Центрально-Белорусский» и «Юго-Восточный» – другую. Достаточно широкое распространение «Карпатского» гаплотипа в зоне I (в отличие от родственных ему «Центрально-Белорусского» и «Юго-Восточного» гаплотипов) может объясняться адаптацией к более умеренному континентальному климату за счет миграции карпатских популяций через территорию Польши, где пролегал один из их миграционных путей [10].





Продолжительность периода с температурой воздуха от 5 до 15 °С:

— изолиния в 110 дней;

----- — изолиния в 100 дней

I, II, III – зоны континентальности климата

I → II → III – изменение климата по зонам от более умеренного к более выраженному континентальному

..... – изолиния максимально низких значений зимних температур

4, 5 – зоны морозостойкости (USDA-зоны)

Рис. 1. Распространение популяций дуба черешчатого по территории Беларуси. Гаплотипы:

*a* – № 8 «Северный»; *б* – № 3 «Карпатский», *в*, *г* – № 7 «Западный», *д* – № 1 «Центрально-Белорусский», *е* – № 2 «Юго-Восточный»

Fig. 1. Distribution of pedunculate oak populations over the territory of Belarus. Haplotypes:

*a* – No. 8 «Nothorn»; *b* – No. 3 «Carpathian»; *c, d* – No. 7 «Western»; *e* – No. 1 «Central Belarusian»; *f* – No. 2 «Southeastern»

Необходимо отметить, что существовавшее к настоящему времени зонально-климатическое картирование, разработанное в конце XX в. на основании карт температурных показателей за период 1961–1988 гг., уже начинает корректироваться в связи с наблюдающимися климатическими изменениями [16; 18]. Вследствие этого в различных регионах республики возникают условия, к которым ныне произрастающие в этих

местах дубравы могут оказаться мало адаптированными. Не исключено, что это является одной из причин наблюдающегося в настоящее время усыхания дубрав.

**Особенности рельефа.** Для популяций дуба черешчатого, произрастающих в одной климатической зоне, характерна приуроченность к определенным высотным поясам. Так, в зоне I «Северный» гаплотип выявляется в основном на пониженных частях рельефа (Полесская низменность и Прибугская равнина), в то время как «Западный» – на более высоких геоморфологических элементах (150–200 м над уровнем моря), встречаясь главным образом на равнинах (за исключением Неманской низменности). На юго-востоке страны в зоне III (Полесская и Приднепровская низменности) в пойменных дубравах выявляется «Центрально-Белорусский» гаплотип, а в суходольных насаждениях – «Юго-Восточный». В зоне II «Центрально-Белорусский» гаплотип (рис. 2а) выявлен не только в понижениях рельефа (Полесская низменность), но также встречается на равнинных частях (Центрально-Березинская и Оршанско-Могилевская равнины), замещая на этих высотах «Западный» (в зоне I) и «Юго-Восточный» (в зоне III) гаплотипы. Кроме того, древостои, характеризующиеся «Центрально-Белорусским» гаплотипом, преодолев наиболее низкие места Белорусской гряды, распространились на территорию зоны I, где сейчас произрастают в западной части Полоцкой низменности. «Карпатский» гаплотип (рис. 2б) встречается преимущественно на возвышенностях Белорусской гряды (200–350 м над уровнем моря), а также в ряде суходольных дубрав юго-западной части (Загородье, Малоритская и Столинская равнины) и южной части (Мозырская равнина) Белорусского Полесья, то есть в регионах, где проходили разные миграционные пути карпатской флоры и дуба черешчатого на территорию Беларуси [10; 19].

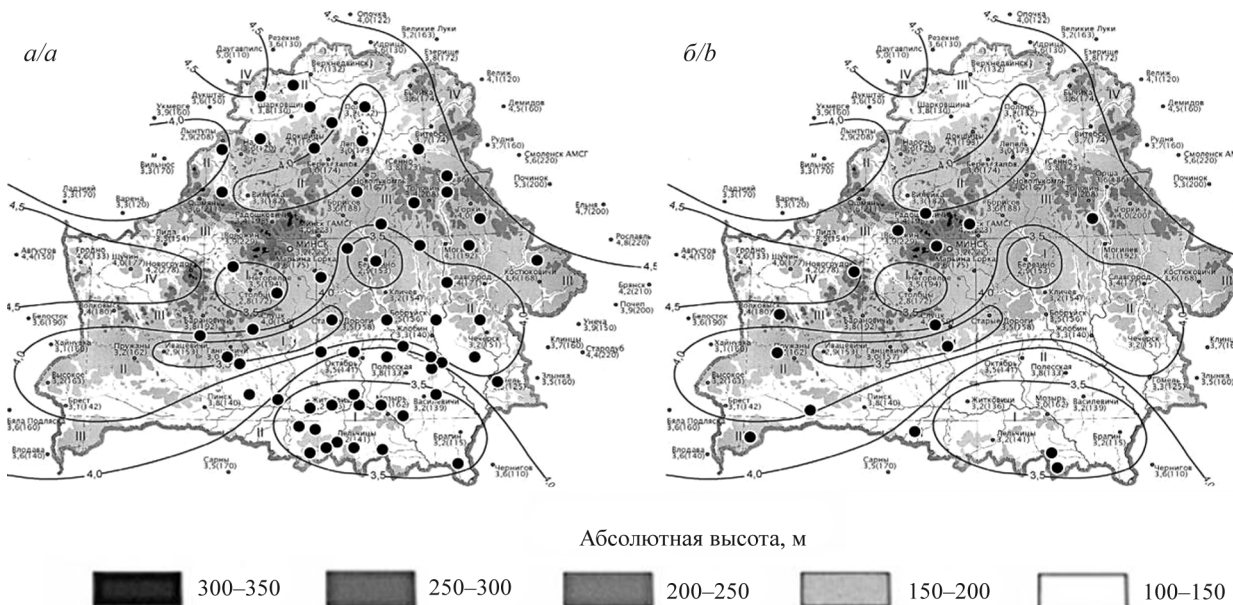


Рис. 2. Геоморфологическое распределение популяций дуба черешчатого по территории Беларуси.  
Гаплотипы: а – № 1 «Центрально-Белорусский», б – № 3 «Карпатский»

Fig. 2. Geomorphological distribution of pedunculate oak populations over the territory of Belarus.  
Haplotypes: а – No. 1 «Central Belarusian», б – No. 3 «Carpathian»

**Лесотипологические особенности.** Распространение популяций дуба черешчатого разных филогенетических ветвей, произрастающих на одной территории и приуроченных к сходным элементам рельефа, характеризуется также почвенно-гидрологическими условиями. На территории Беларуси выделяются такие типы дубрав, как орляковый, черничный, кисличный, снытевый, крапивный, папоротниковый, луговиковый, злаково-пойменный, ясеневый-пойменный, широколиственный-пойменный, ольхово-пойменный [20]. Также иногда отмечают крапивный мелиоративный и папоротниковый мелиоративный, но они встречаются очень редко и среди проанализированных дубрав отсутствовали. Аналогично в исследование не попали крапивные и луговиковые дубравы. Кроме того, были объединены в единую группу все пойменные дубравы. Вследствие этого, для изучения распространения доминирующих гаплотипов в дубравах с различными условиями произрастания были использованы такие основные типы, как кисличный, черничный, орляковый, снытевый, пойменный и папоротниковый.

На территории Беларуси преобладающими являются кисличные дубравы. С продвижением на север увеличиваются площади, занятые снытевыми дубравами, а на юг (в первую очередь на юго-запад) – дубравами черничными [2]. Так, в Западно-Двинском геоботаническом округе доля снытевых дубрав составляет

33 %, в то время как в остальных округах варьирует от 3 % (Неманско-Предполесский геоботанический округ) до 15 % (Оршано-Могилевский геоботанический округ). В Бугско-Полесском геоботаническом округе доля черничных дубрав достигает 38 %, а в остальных округах находится в пределах от 3 % (Западно-Двинский геоботанический округ) до 28 % (Полесско-Приднепровский геоботанический округ). В целом по стране (по данным предоставленным республиканским лесоустроительным предприятием «Белгослес») доля встречаемости анализируемых шести типов дубрав составляет: кисличный – 46 %, черничный – 20, орляковый – 11, снытевый – 8,5, пойменный – 8,3, папоротниковый – 4 %.

На основании долевого участия конкретных типов дубрав и частот встречаемости доминирующих гаплотипов было рассчитано ожидаемое распределение гаплотипов, которое сопоставлено с их фактическим распространением (табл. 2). Выявлено, что только для «Юго-Восточного» гаплотипа ожидаемые и наблюдаемые частоты встречаемости близки между собой. Для «Центрально-Белорусского» гаплотипа фактическая частота встречаемости почти в два раза ниже в снытевых и черничных дубравах, чем этого можно было ожидать. «Карпатский» гаплотип в снытевых дубравах не встречался, а зато в черничных его в три раза больше по сравнению с теоретически рассчитанной величиной. Для «Западного» гаплотипа характерен недостаток в кисличных дубравах и в два-три раза увеличение в снытевых, пойменных и орляковых дубравах. Для «Северного» гаплотипа наблюдается значительное уменьшение встречаемости в кисличных и пойменных, а увеличение – в снытевых и черничных дубравах.

Попарное сопоставление гаплотипов по увеличению или уменьшению фактической частоты их представленности в различных типах дубрав относительно теоретически ожидаемых величин, показывает, что наибольшие различия наблюдаются в следующих парах: «Центрально-Белорусский» – «Северный» и «Карпатский» – «Западный» (табл. 3).

Таблица 2

Распределение гаплотипов дуба черешчатого в зависимости от типа дубрав (ожидаемое/фактическое, в %)

Table 2

Distribution of pedunculate oak haplotypes depending on the type of oak forests (expected /actual, %)

| Тип леса       | Гаплотипы              |            |               |          |          |
|----------------|------------------------|------------|---------------|----------|----------|
|                | Центрально-Белорусский | Карпатский | Юго-Восточный | Западный | Северный |
| Кисличный      | 31,1/34,4              | 7,4/8,5    | 5,1/5,1       | 5,0/2,4  | 3,8/2,0  |
| Снытевый       | 7,2/4,4                | 1,7/0      | 1,2/1,7       | 1,2/2,4  | 0,9/3,7  |
| Пойменный      | 11,6/12,4              | 2,8/1,7    | 1,9/1,7       | 1,9/3,4  | 1,4/0,5  |
| Черничный      | 5,1/2,4                | 1,2/3,7    | 0,8/1,2       | 0,8/0    | 0,6/1,2  |
| Папоротниковый | 2,2/3,2                | 0,5/0,5    | 0,4/0         | 0,3/0    | 0,3/0    |
| Орляковый      | 2,2/2,4                | 0,5/0      | 0,4/0         | 0,3/1,2  | 0,3/0    |

Таблица 3

Отклонение фактического распределения гаплотипов дуба черешчатого по типам дубрав от теоретически ожидаемого

Table 3

Deviation of the actual distribution of pedunculate oak haplotypes from the theoretically expected in the specified types of oak forests

| Гаплотипы              | Тип леса  |          |           |           |                |           |
|------------------------|-----------|----------|-----------|-----------|----------------|-----------|
|                        | Кисличный | Снытевый | Пойменный | Черничный | Папоротниковый | Орляковый |
| Центрально-Белорусский | +         | –        | +         | –         | +              | +         |
| Северный               | –         | +        | –         | +         | –              | –         |
| Карпатский             | +         | –        | –         | +         | –              | –         |
| Западный               | –         | +        | +         | –         | –              | +         |

Примечание: знак «+» обозначает увеличение фактически наблюдаемой встречаемости по сравнению с ожидаемой; знак «–» обозначает уменьшение фактически наблюдаемой встречаемости по сравнению с ожидаемой.



Необходимо отметить, что наиболее сильно выраженное разграничение по типу леса наблюдается между теми гаплотипами, для которых характерно распространение на сходных элементах рельефа: для «Центрально-Белорусского» и «Северного» гаплотипов – пониженные, для «Карпатского» и «Западного» гаплотипов – повышенные. В северной части Беларуси в кисличных дубравах в 75 % случаев выявлен «Центрально-Белорусский» гаплотип, а в 75 % снытевых дубрав – «Северный» гаплотип. В целом, для генетически родственных «Центрально-Белорусского» и «Карпатского» гаплотипов наблюдается предпочтение к кисличным типам дубрав, а для генетически родственных «Северного» и «Западного» гаплотипов – к снытевым.

### Заключение

Проведенное с использованием методов ДНК-анализа исследование дубовых насаждений Беларуси свидетельствует, что географическая локализация популяций дуба черешчатого различного генетического происхождения определяется совокупностью климатических, геоморфологических и почвенно-гидрологических факторов. Это позволяет рассматривать совокупности генетически родственных популяций как единые популяционные системы, или метапопуляции, маркерами которых являются гаплотипы хлоропластной ДНК. Если рассматривать по градиенту усиления континентальности климата, то географическое распространение гаплотипов имеет следующий порядок: гаплотип № 8 («Северный») – гаплотип № 7 («Западный») – гаплотип № 3 («Карпатский») – гаплотип № 1 («Центрально-Белорусский») – гаплотип № 2 («Юго-Восточный»). Гаплотип № 3 («Карпатский») чаще встречается в дубравах, располагающихся на возвышенностях. Гаплотип № 8 («Северный») характеризуется приуроченностью к древостоям, произрастающим на пониженных частях рельефа, а гаплотипы № 7 («Западный») и № 2 («Юго-Восточный») – на более высоких геоморфологических элементах (150–200 м над уровнем моря). Дубовые насаждения, в которых выявлен гаплотип № 1 («Центрально-Белорусский»), в I и III зонах в основном растут в низинах и в поймах рек, а в зоне II занимают различные элементы рельефа. Для дубрав, которые характеризуются наличием доминирующих гаплотипов из различных ветвей филогенетического дерева, наблюдается тенденция к произрастанию в отличающихся условиях местообитания. Особенно это заметно в случае их присутствия в одном и том же географическом районе, то есть заметен эффект расхождения по разным экологическим нишам. Это свидетельствует о том, что в ходе своего исторического развития популяции различного генетического происхождения адаптировались к определенным условиям местообитаний. Таким образом, при проведении мероприятий по лесовосстановлению и лесоразведению следует использовать репродуктивный материал, позволяющий создавать максимально устойчивые и продуктивные лесные культуры дуба черешчатого в конкретных условиях произрастания.

### Библиографические ссылки

1. Багинский ВФ, Есимчик ЛД. *Лесопользование в Беларуси: История, современное состояние, проблемы и перспективы*. Минск: Беларуская навука; 1996. 367 с.
2. Лазарева МС, Барсукова ТЛ. Особенности распространения и типологическая структура дубовых насаждений Беларуси в разрезе лесорастительных районов. В: *Труды БГТУ. Серия 1. Лесное хозяйство. Выпуск 17*. Минск: [б. н.]; 2009. с. 130–133.
3. Алтухов ЮП. Генетика популяций и сохранение биоразнообразия. *Соросовский образовательный журнал*. 1995;1:32–43.
4. Ковалевич АИ. Селекционное семеноводство в воспроизводстве лесов: состояние, проблемы и пути решения. В: *Современное состояние, проблемы и перспективы лесовосстановления и лесоразведения на генетико-селекционной основе. Международная научно-практическая конференция, 8–10 сентября 2009 г., Гомель, Беларусь*. Гомель: [б. н.]; 2009. с. 13–18.
5. Падутов ВЕ. *Генетические ресурсы сосны и ели в Беларуси*. Гомель: ИЛ НАНБ; 2001. 144 с.
6. Petit RJ, Csaikl UM, Bordács S, Burg K, et al. Chloroplast DNA variation in European white oaks: Phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations. *Forest Ecology and Management*. 2002;156(1–3):5–26.
7. Dering M, Lewandowski A, Ufnalski K, Kedzierska A. How far to the east was the migration of white oaks from the Iberian refugium? *Silva Fennica*. 2008;42(№ 3):327–335.
8. Падутов ВЕ, Баранов ОЮ, Воропаев ЕВ. *Методы молекулярно-генетического анализа*. Минск: Юнипол; 2007. 176 с.
9. Deguilloux M-F, Pemonge M-H, Bertel L, Kremer A, Petit RJ. Checking the geographical origin of oak wood: molecular and statistical tools. *Molecular Ecology*. 2003;12(6):1629–1636.
10. Парфенов ВИ. *Обусловленность распространения и адаптация видов растений на границах ареалов*. Минск: Наука и техника; 1980. 208 с.
11. Глазко ВИ, Глазко ГВ. *Русско-англо-украинский толковый словарь по прикладной генетике, ДНК-технологии и биоинформатике*. Киев: КВЦ; 2001. 588 с.
12. Алтухов ЮП. *Генетические процессы в популяциях*. Москва: Академкнига; 2003. 431 с.
13. Тиходеева МЮ, Лебедева ВХ. *Практическая геоботаника (анализ состава растительных сообществ)*. Санкт-Петербург: Издательство Санкт-Петербургского университета; 2015. 166 с.
14. Алтухов ЮП, редактор. *Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях*. М.: Наука; 2004. 619 с.
15. Сулей М, редактор. *Жизнеспособность популяций: Природоохранные аспекты*. Москва: Мир; 1989. 224 с.
16. Давыденко ОВ. Агроклиматическое районирование Беларуси в условиях изменения климата. *Вестник БГУ. Серия 2. Химия. Биология. География*. 2009;1:106–111.



17. Падутов ВЕ, Баранов ОЮ, Каган ДИ, Ковалевич ОА, Вейнберга ИГ, Бауманис И, Рунгис ДЕ. Анализ генетической структуры и происхождения дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в Беларуси и Латвии (с целью уточнения лесосеменного районирования). В: *Беларусь – Европейский союз, Белорусская инновационная неделя*. Минск: [б. н.]; 2011. с. 17–18.
18. Мельник В, Яцухно В, Денисов Н, Николаева Л, Фалолеева М. *Агроклиматическое зонирование территории Беларуси с учетом изменения климата в рамках разработки национальной стратегии адаптации сельского хозяйства к изменению климата в Республике Беларусь*. Результат 1 по проекту CEEF2016-071-BL. Минск–Женева: [б. н.]; 2017. 83 с.
19. Еловичева ЯК. *Палинология Беларуси (к 100-летию Белорусского государственного университета)*. В 4 частях. Минск: БГУ; 2018. 831 с.
20. Юркевич ИД, Ловчий НФ, Гельтман ВС. *Леса Белорусского Полесья (геоботанические исследования)*. Минск: Наука и техника; 1977. 288 с.

## References

1. Baginsky VF, Esimchik LD. *Lesopol'zovanie v Belarusi: Istoriya, sovremennoe sostoyanie, problemy i perspektivy* [Forest management in Belarus: History, current state, problems and prospects]. Minsk: Belaruskaya navuka; 1996. 367 p. Russian.
2. Lazareva MS, Barsukova TL. Peculiarities of distribution and typological structure of oak stands in Belarus in the context of forest regions. In: *Trudy BGTU. Seriya 1. Lesnoye khozyaistvo. Vypusk 17* [Proceedings of BSTU. Ser. 1. Forestry. Issue 17]. Minsk: [publisher unknown]; 2009. p. 130–133. Russian.
3. Altukhov YuP. Population genetics and biodiversity conservation. *Soros Educational Journal*. 1995;1: 32–43. Russian.
4. Kovalevich AI. Selective seed production in forest reproduction: state, problems and solutions. In: *Sovremennoye sostoyanie, problemy i perspektivy lesovosstanovleniya i lesorazvedeniya na genetiko-selektsonnoi osnove. Mezhdunarodnaya nauchno-practicheskaya konferentsiya, 8–10 sentyabrya 2009 g.; Gomel, Belarus'* [Current state, problems and prospects of reforestation and afforestation on a genetic and selection basis. International scientific and practical conference. 2009 September 8–10, Gomel, Belarus]. Gomel: [publisher unknown]; 2009. p. 13–18. Russian.
5. Padutov VE. *Geneticheskie resursy sosny i eli v Belarusi* [Genetic resources of pine and spruce in Belarus]. Gomel: IL NASB; 2001. 144 p. Russian.
6. Petit RJ, Csaikl UM, Bordács S, Burg K, et al. Chloroplast DNA variation in European white oaks: Phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations. *Forest Ecology and Management*. 2002;156(1–3):5–26.
7. Dering M, Lewandowski A, Ufnalski K, Kedzierska A. How far to the east was the migration of white oaks from the Iberian refugium? *Silva Fennica*. 2008;42(№ 3):327–335.
8. Padutov VE, Baranov OYu, Voropaev EV. *Metody molekulyarno-geneticheskogo analiza* [Methods of molecular genetic analysis]. Minsk: Yunipol; 2007. 176 p. Russian.
9. Deguilloux M-F, Pemonge M-H, Bertel L, Kremer A, Petit RJ. Checking the geographical origin of oak wood: molecular and statistical tools. *Molecular Ecology*. 2003;12(6):1629–1636.
10. Parfenov VI. *Obuslovlennost' rasprostraneniya i adaptatsiya vidov rastenii na granitsakh arealov* [Conditionality of plant species distribution and adaptation at the boundaries of ranges]. Minsk: Nauka i tehnika; 1980. 208 p. Russian.
11. Glazko VI, Glazko GV. *Russko-anglo-ukrainskii tolkovy slovar' po prikladnoi genetike, DNK-tehnologii i bioinformatike* [Russian-English-Ukrainian dictionary with definitions on applied genetics, DNA-technology and bioinformatics]. Kyiv: CPIC; 2001. 588 p. Russian.
12. Altukhov YuP. *Geneticheskie protsessy v populatsiyakh* [Genetic processes in populations]. Moscow: Akademkniga; 2003. 431 p. Russian.
13. Tikhodeeva MYu, Lebedeva VKh. *Prakticheskaya geobotanika (analiz sostava rastitel'nykh soobshchestv)* [Practical geobotany (analysis of the composition of plant communities)]. Saint Petersburg: Publishing House of Saint Petersburg University; 2015. 166 p. Russian.
14. Altukhov YuP, editor. *Dinamika populyatsionnykh genofondov pri antropogennykh vozdeystviyakh* [Dynamics of population gene pools under anthropogenic pressures]. Moscow: Nauka; 2004. 619 p. Russian.
15. Soule ME. *Zhiznesposobnost' populyatsui: Priridookhrannyye aspekty* [Viable Population for Conservation]. Moscow: Mir; 2004. 224 p. Russian.
16. Davydenko OV. *Agroklimaticheskoe rayonirovanie Belarusi v usloviyakh izmeneniya klimata* [Agro-climatic zoning of Belarus in conditions of climate change]. *Journal of the Belarusian State University. Series 2. Chemistry. Biology. Geography*. 2009;1:106–111. Russian.
17. Padutov VE, Baranov OYu, Kagan DI, Kovalevich OA, Veinberga IG, Baumanis I, Rungis DE. Analysis of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) genetic structure and origin in Belarus and Latvia (in order to clarify the forest seed zoning). In: *Belarus' – Evropeiskii soyuz, Belorusskaya innovatsionnaya nedelya* [Belarus – European Union, Belarusian Innovation Week: catalog]. Minsk: [publisher unknown]; 2011. p. 17–18. Russian.
18. Melnik V, Yatsukhno V, Denisov N, Nikolaeva L, Faloleeva M. *Agroklimaticheskoe zonirowanie territorii Belarusi s uchetom izmeneniya klimata v ramkakh razrabotki natsional'noi strategii adaptatsii sel'skogo khozyaistva k izmeneniyu klimata v Respublike Belarus'* [Agroclimatic zoning of the territory of Belarus taking into account climate change in the frames of the development of a national strategy for agriculture adapting to climate change in the Republic of Belarus]. *Rezultat 1 po proektu CEEF2016-071-BL* [Result 1 for the project CEEF2016-071-BL]. Minsk – Geneva: [publisher unknown]; 2017. 83 p. Russian.
19. Elovicheva YaK. *Palinologiya Belarusi (k 100-letiyu Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta)* [Palynology of Belarus (to the 100th anniversary of the Belarusian State University)]. In 4 parts. Minsk: BSU; 2018. 831 p. Russian.
20. Yurkevich ID, Lovchii NF, Geltman VS. *Lesa Belorusskogo Poles'ya (geobotanicheskie issledovaniya)* [Forests of Belarusian Polesie (geobotanical research)]. Minsk: Science and technology; 1977. 288 p. Russian.

Статья поступила в редакцию 30.07.2021.  
Received by editorial board 30.07.2021.